# 无翅桃蚜对龟纹瓢虫的视觉和嗅觉识别反应

李为争，付国需，柴晓乐，王英慧，张元臣，原国辉*
（河南农业大学植物保护学院，郑州 450002）

**摘要**：为探明桃蚜 *Myzus persicae* 是否可以识别来自其捕食性天敌的嗅觉和视觉信息，本研究采用桃蚜和龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* 这一猎物-捕食者系统，在室内测定了无翅桃蚜对龟纹瓢虫成虫体色和挥发物的识别反应。选择反应试验结果表明，无翅桃蚜既能通过视觉信息识别瓢虫的存在，也能通过嗅觉信息识别瓢虫的存在，说明桃蚜对龟纹瓢虫体色和气味信息的识别存在一定的冗余现象。剂量反应试验结果表明，龟纹瓢虫粗提物的剂量与其对桃蚜的驱避率呈现良好的线性关系，识别反应剂量的临界值在 0.3～0.6 个瓢虫当量之间，1.2～1.5 个瓢虫当量的粗提物的驱避作用与 20 头活体龟纹瓢虫的驱避作用相当。结论认为，桃蚜可以识别龟纹瓢虫的存在，并对其作出一定的躲避反应，从而降低被捕食的风险。

**关键词**：桃蚜；龟纹瓢虫；猎物-捕食者系统；视觉信息；嗅觉信息；识别反应；驱避作用
**中图分类号**：Q967　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2010)03-0354-06

# Recognition responses of apterous *Myzus persicae* to the visual and olfactory cues from *Propylaea japonica* adults

LI Wei-Zheng, FU Guo-Xu, CHAI Xiao-Le, WANG Ying-Hui, ZHANG Yuan-Chen, YUAN Guo-Hui*
(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract**: In order to investigate whether *Myzus persicae* can recognize the visual and olfactory cues from its predators, bioassays were made on the recognition responses of apterous *M. persicae* to elytra color and volatiles of *Propylaea japonica* adults in the laboratory by using the prey-predator system of *M. persicae*-*P. japonica*. The results of choice response bioassay showed that apterous *M. persicae* could detect the presence of *P. japonica* both through visual sense and olfactory sense, suggesting that there is a certain redundancy in the recognition of visual and olfactory cues. The results of dose-response bioassay showed that there was a positive linear relationship between the dose of the ladybird extract and the repellent percentage of the aphids. The critical dose for recognition was within the range of 0.3 - 0.6 ladybird equivalent, and the repellence of 1.2 - 1.5 ladybird equivalent was equal to that of 20 live *P. japonica* adults. We thus conclude that the aphids have the ability to detect the presence of *P. japonica* and adopt initiative avoidance responses to reduce the predation risk.

**Key words**: *Myzus persicae*; *Propylaea japonica*; prey-predator system; visual cue; olfactory cue; recognition response; repellent effect

寄主植物-植食性昆虫-天敌三级营养层之间的关系是近年来受到广泛关注的研究领域之一(Inbar and Gerling, 2008)。通过研究三者之间的相互关系，不仅可以从理论上揭示物种的形成机制，为深入研究昆虫与植物、昆虫与天敌、天敌与植物的协同进化提供新的思路(Schoonhoven *et al.*, 2005; 魏建荣等, 2007)，而且可以在应用上为实施害虫行为调控策略与技术、发挥植物与天敌的自然控害能力等提供理论指导(Cook *et al.*, 2007)。迄今为止，对于植物与植食性昆虫相互关系的探讨比较深入，研究方法涉及到生态学、生理学、生物化学、分子生物学等方面(Arimura *et al.*, 2000; Kessler and Baldwin, 2001; Schoonhoven *et al.*, 2005; Zheng and Dicke, 2008)，明确了多种物理和化学因子在植物对植食性昆虫的防御与适应、植食性昆虫对寄主植物的识别与选择等方面的作用，提出了多种理

基金项目：河南省重点科技攻关资助项目(082102150003)
作者简介：李为争，男，1978 年 10 月生，博士，讲师，主要从事昆虫化学生态学研究，E-mail: wei-zhengli@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: hnndygh@126.com
收稿日期 Received: 2009-11-20; 接受日期 Accepted: 2010-02-24

论和假设(Musser *et al.*，2002；李新岗等，2008；Kost and Heil，2008；陆宴辉等，2008；陈明顺等，2009)。但对于植食性昆虫与天敌信息通讯的探讨，目前的研究多集中在天敌对其寄主昆虫的识别与选择，以及利用虫害诱导的寄主植物挥发物信息寻找猎物等方面(刘勇等，2005；高艳和罗礼智，2006；Baldwin *et al.*，2006；Ode，2006；许冬等，2009)，而有关植食性昆虫对天敌的识别与防御则很少涉及。因此，加强这方面的研究，从两个方面同时探讨植食性昆虫与天敌的相互关系，对于全面揭示寄主植物-植食性昆虫-天敌三级营养层的相互关系有着重要意义。

蚜虫是一类身体柔软的昆虫，特别容易受到各种捕食性和寄生性天敌的攻击(Schwartzberg *et al.*，2008)。在长期的进化过程中，一些蚜虫通过产生虫蜡对天敌进行物理防御(Smith，1999)，另一些蚜虫通过与蚂蚁建立互惠联盟受到蚂蚁的保护(Stadler and Dixon，2005；Pasteels，2007)，而多种蚜虫则在受到攻击时通过释放信息素警告同伴离开危险区域，从而降低被捕食或被寄生的风险(Braendle and Weisser，2001)。由于蚜虫的告警信息素(*E*)-β-法尼烯没有种的特异性(Schwartzberg *et al.*，2008)，且是在受到攻击时释放的(Francis *et al.*，2005)，所以这种防御是通过牺牲部分个体来维持种群繁衍的被动防御。瓢虫是蚜虫最常见的捕食性天敌，研究表明多种瓢虫可以利用蚜虫释放的化学信息主动搜寻到蚜虫(Raymond *et al.*，2000；Francis *et al.*，2004)，而关于蚜虫是否可以识别瓢虫的信息，以及主动避免被捕食还未见有关报道。已知瓢虫为了避免成为其他天敌的猎物，其臭腺会分泌难闻的挥发性气味物质驱避敌害(Pasteels，2007)，并以鲜艳醒目的警戒色作为物理防御信号来指示其不适合取食(Bezzerides *et al.*，2007)。那么，在长期的捕食与被捕食进化过程中，蚜虫是否可以识别瓢虫展示的这些化学和物理信息而主动躲避瓢虫的捕食，是一个值得探讨的问题。为此，我们在对桃蚜 *Myzus persicae* 趋光性研究(付国需等，2009)的基础上，采用桃蚜和龟纹瓢虫 *Propylea japonica* 这一猎物-捕食者系统，在室内测定了无翅桃蚜对来自龟纹瓢虫的嗅觉和视觉信息的识别反应，旨在为深入研究蚜虫与瓢虫之间的相互关系提供基础资料。

# 1　材料与方法

## 1.1　供试昆虫

供试昆虫均采集于河南农业大学科教园区试验田。其中桃蚜采集于烟田，连同烟草上部叶片带回室内，放于黄色盘中任其自由扩散，测定时用软毛刷小心挑取黄盘中活动的成蚜。为避免桃蚜寄主植物气味对试验的干扰，供试龟纹瓢虫成虫分别采自紫花苜蓿田和玉米田。

## 1.2　瓢虫粗提物制备

取健康活泼的龟纹瓢虫成虫 120 头，放入具塞试管中，然后加入 8 mL 重蒸正己烷，密闭浸泡 72 h，然后将粗提物转移到另一洁净的试管中，记为 120 个龟纹瓢虫提取物当量(extract equivalent，*EE*)，置于 4℃冰箱中保存备用。

## 1.3　生物测定装置

蚜虫是爬行速度较慢的小体昆虫，预试验观察结果表明无翅桃蚜 5 min 内的爬行距离在 5 ~ 8 cm 左右，因此，设计的生物测定装置由 2 个高 2.0 cm、直径 20.0 cm 的聚碳酸酯圆环扣合在一起组成(图 1)。上部圆环为蚜虫释放区，底部为可更换的 PET 聚酯膜，画线标记出与下部圆环对应的 4 个扇区，根据试验设计共选用 4 种 PET 聚酯膜：无孔透明膜、有孔透明膜、无孔不透明白色膜和有孔不透明白色膜，其中有孔膜用 0# 昆虫针按 0.5 cm 的间距在全部膜上均匀扎出针孔。下部圆环为试验设置区，将下部圆环等分成 4 个扇区，并在环壁上开挖凹槽，用宽 1.9 cm、长 20.0 cm 的涂黑聚碳酸酯板将扇区隔开，形成相对密闭、交叉排列的处理和对照扇区，圆环底部为无孔透明聚酯膜。测定时将装置放在 LCD-240 型冷光源白光板上，以吸引瓢虫停留于底部使鞘翅朝上，对白光板的其他部分进行遮黑处理。

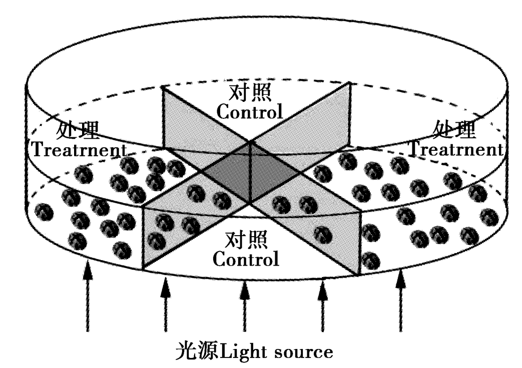



图 1　生物测定装置示意图

Fig. 1　Sketch of the bioassay apparatus

### 1.4　瓢虫图案的制作

取 40 头致死的龟纹瓢虫，每个处理扇区均匀摆放 20 头，使其翅面向上，采集数码图像后，等比例喷绘在不透明的白色聚酯膜上，并制作成有孔和无孔 2 种图案的聚酯膜。

### 1.5　试验设计

共设计了瓢虫活体信息识别、瓢虫模拟信息识别和粗提物剂量反应 3 组试验。瓢虫活体信息识别设 4 个处理(表 1)，每处理重复 6 次，其中瓢虫全信息、瓢虫体色信息和瓢虫气味信息 3 个处理在生测装置的 2 个处理扇区各放置 20 头瓢虫，对照扇区不放置瓢虫，分别用有孔透明膜、无孔透明膜和有孔不透明白色膜将上下圆环隔开；无瓢虫信息处理的处理扇区和对照扇区均不放置瓢虫，用无孔不透明白色膜将上下圆环隔开。瓢虫模拟信息识别设 8 个处理进行配对试验(表 2)，每处理重复 6 次，分别用瓢虫鞘翅图案和粗提物作为体色和气味的模拟信息，其中进行粗提物测定时，各取 20 μL 粗提物分别滴加在 2 个直径 1.5 cm 的滤纸碟上，不需要提供气味信息的则各滴加 20 μL 正己烷，待溶剂挥发后将滤纸碟放置在下部圆环相应的扇区中央；上下圆环之间分别用有孔或无孔的瓢虫鞘翅图案聚酯膜隔开，需要测定气味时用有孔膜，反之用无孔膜。粗提物剂量反应设 0，20，40，60，80 和 100 μL 共 6 个剂量处理，分别相当于 0，0.3，0.6，0.9，1.2 和 1.5 个龟纹瓢虫提取物当量，每处理重复 5 次，将粗提物按剂量设计各取 2 份，分别滴加在 2 个直径 1.5 cm 的滤纸碟上，对照滴加相同剂量的正己烷，待溶剂挥发后将滤纸碟放置在下部圆环相应的扇区中央，上下圆环用有孔不透明白色膜隔开。

### 1.6　生物测定

在河南农业大学科教园区的实验室内进行，室温 25 ~ 28℃。每次测定时，首先安装生物测定装置下半部分，按试验设计在下部圆环对应的扇区放置瓢虫或滤纸碟，然后放置分隔聚酯膜以及上部圆环，用软毛刷收集健康活泼的无翅成蚜 15 头，弹落到上部圆环所围区域的中央，迅速加盖遮光纸并开始计时。5 min 后移除遮光纸，观察记录停留在各扇区的蚜虫数量。每次测定结束后，依次用 70% 乙醇和蒸馏水清洗生测装置，并用热风吹干。为避免可能存在的位置效应误差，将自然冷却后的生测装置旋转 90°放置在冷光源白光板上，更换试虫和聚酯膜后进行下一次测定。

### 1.7　数据统计与分析

采用 $t$ 测验分析信息识别测定结果，比较处理区和对照区蚜虫数量的差异显著性。根据处理区和对照区蚜虫数量，按下式计算驱避率(repellent percentage，$Rp$)：

$$Rp = \frac{CK - Tr}{CK + Tr} \times 100\%$$

式中，$CK$ 和 $Tr$ 分别为对照区和处理区蚜虫平均数量。

将各处理的驱避率经反正弦平方根转换后进行方差分析和 Duncan 氏新复极差法多重比较，并绘制粗提物剂量反应曲线。

## 2　结果与分析

### 2.1　桃蚜对龟纹瓢虫活体信息的识别反应

统计不同处理对照扇区和处理扇区的桃蚜平均数量，计算驱避率(表 1)。可以看出，在有瓢虫信息存在的 3 个配对试验组合中，停留在对照区的蚜虫数量明显多于处理区，$t$ 测验结果表明两者数量差异均达到极显著水平($P < 0.01$)；而无瓢虫处理时，停留在对照区和处理区的蚜虫数量接近，$t$ 测验无显著差异($P > 0.05$)，说明桃蚜可以识别龟纹瓢虫的体色和气味信息。比较不同处理对桃蚜的驱避率可以发现，以瓢虫全信息处理的驱避率最高，达 40.43%，然后依次为体色信息(36.33%)和气味信息(28.93%)，但 3 个处理的驱避率差异不显著，两种信息叠加也无明显的互补作用，说明桃蚜对龟纹瓢虫体色和气味信息的识别存在一定的冗余现象。

### 2.2　桃蚜对龟纹瓢虫模拟信息的识别反应

测定桃蚜对龟纹瓢虫鞘翅图案与粗提物不同组合的选择反应(表 2)，可以看出，第 1 ~ 3 组配对试验分别为图案 + 粗提物与对照、图案与对照和粗提物与对照的试验组合，停留在对照扇区的蚜虫数量均显著多于处理区，$t$ 测验两者数量差异均达到显著水平，表现出与表 1 相同的趋势，说明桃蚜可以识别龟纹瓢虫体色和气味的模拟信息。第 4 ~ 6 组配对试验分别为图案 + 粗提物与单一图案、粗提物以及图案与粗提物的相互比较，可以看出所有配对处理两者的蚜虫数量 $t$ 测验差异均不显著，特别是第 6 组两者的蚜虫数量非常接近，说明视觉和嗅觉信息对于桃蚜识别瓢虫具有同等重要性，表明两种信息组合在一起的效应与单一信息的效应相当。第 7 ~ 8 组配对试验是处理区与对照区信息相同时的比较，可以看出处理区和对照区的蚜虫数量无显著性差异，说明这种生物测定装置是可靠有效的。

**表 1　桃蚜对活体龟纹瓢虫信息的识别反应**

**Table 1　Recognition response of *Myzus persicae* to visual and olfactory cues from live *Propylea japonica* adults**

| 处理设置 Treatment arrangement | 选项 Option | 个体数 Number of individuals (平均值 Mean ± *SE*) | *t*-值 *t*-value | 驱避率(%) *Rp* | $t_{0.05}$ | $t_{0.01}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 全信息 Visual and olfactory cues | 处理 Treatment | 4.17 ± 0.31 | 9.22 ** | 40.43 a | 2.57 | 4.03 |
| | CK | 9.83 ± 0.40 | | | | |
| 体色信息 Visual cue | 处理 Treatment | 4.67 ± 0.21 | 8.00 ** | 36.33 a | | |
| | CK | 10.00 ± 0.52 | | | | |
| 气味信息 Olfactory cue | 处理 Treatment | 5.33 ± 0.42 | 4.91 ** | 28.93 a | | |
| | CK | 9.67 ± 0.49 | | | | |
| 无信息 No cue | 处理 Treatment | 7.17 ± 0.48 | 0.50 | 3.37 | | |
| | CK | 7.67 ± 0.56 | | | | |

表中数值后的“**”和不同大写字母表示各处理间差异达极显著水平($P < 0.01$)，不同小写字母表示各处理间差异达显著水平($P < 0.05$)；下同。In the table, data followed by “**” and different capital letters indicate extremely significant difference among various treatments at the 0.01 level, while those followed by different small letters indicate significant difference among various treatments at the 0.05 level. The same below.

**表 2　桃蚜对龟纹瓢虫模拟信息的识别反应**

**Table 2　Recognition response of *Myzus persicae* to simulated cues of *Propylea japonica* adults**

| 配对组号 Pairs no. | 选项 Option | 个体数 Number of individuals (平均值 Mean ± *SE*) | *t*-值 *t*-value | 驱避率(%) *Rp* | $t_{0.05}$ | $t_{0.01}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 图案 + 粗提物 Pattern + extract | 6.42 ± 0.22 | 3.99 * | 14.40 | 2.57 | 4.03 |
| | CK | 8.58 ± 0.71 | | | | |
| 2 | 图案 Pattern | 6.41 ± 0.48 | 3.61 * | 14.53 | | |
| | CK | 8.59 ± 0.45 | | | | |
| 3 | 粗提物 Extract | 5.50 ± 0.49 | 3.59 * | 19.08 | | |
| | CK | 8.33 ± 0.43 | | | | |
| 4 | 图案 + 粗提物 Pattern + extract | 6.34 ± 0.54 | 1.58 | 14.87 | | |
| | 图案 Pattern | 8.66 ± 1.06 | | | | |
| 5 | 图案 + 粗提物 Pattern + extract | 6.87 ± 0.86 | 1.26 | 8.40 | | |
| | 粗提物 Extract | 8.13 ± 0.67 | | | | |
| 6 | 图案 Pattern | 6.00 ± 0.63 | 0.61 | 5.25 | | |
| | 粗提物 Extract | 6.67 ± 0.56 | | | | |
| 7 | 无图案 + 无粗提物 None | 7.45 ± 0.32 | 0.36 | -1.09 | | |
| | CK | 7.29 ± 0.43 | | | | |
| 8 | 图案 + 粗提物 Pattern + extract | 7.50 ± 0.43 | 0.24 | -1.15 | | |
| | 图案 + 粗提物 Pattern + extract | 7.33 ± 0.42 | | | | |

## 2.3　桃蚜对龟纹瓢虫粗提物的剂量反应

测定不同剂量龟纹瓢虫粗提物对桃蚜的驱避率(表3)，可以看出，驱避率随着粗提物剂量的增加而增加，方差分析结果表明不同剂量处理的驱避率之间存在极显著差异($F = 15.4387 > F_{0.01} = 3.8951$)。多重比较结果表明，80 μL 和 100 μL 剂量的驱避率最高，与 20 μL 和 40 μL 剂量的差异达到极显著水平，分别相当于 1.2 和 1.5 个龟纹瓢虫当量；40 μL 剂量的驱避率与无粗提物处理差异达极显著水平，但与 20 μL 剂量差异不显著，说明引起桃蚜反应的剂量临界值在 20 ~ 40 μL 之间，相当于 0.3 ~ 0.6 个瓢虫当量，因此进行模拟信息测定

时，粗提物的剂量应大于 20 μL。绘制桃蚜对龟纹瓢虫粗提物的剂量反应曲线(图2)，可以看出随着剂量的增加，驱避率呈线性上升趋势，驱避率($Rp$)与瓢虫粗提物当量($EE$)之间的关系为：$RP = 0.2971\ EE + 0.0319$ ($R^2 = 0.9808$)。

**表 3 不同剂量瓢虫提取物对桃蚜的驱避率**

**Table 3 Repellent percentage of different dosages of ladybird extracts to *Myzus persicae***

| 剂量(μL) Dose | 瓢虫当量($EE$) Ladybird equivalent | 驱避率(%) $Rp$ | 驱避率转换值 Transformed $Rp$ value |
|---|---|---|---|
| 100 | 1.5 | 0.4976 | 0.7830 A |
| 80 | 1.2 | 0.3868 | 0.6702 A |
| 60 | 0.9 | 0.2777 | 0.5510 AB |
| 40 | 0.6 | 0.1804 | 0.4253 BC |
| 20 | 0.3 | 0.1520 | 0.3533 CD |
| 0 | 0.0 | 0.0340 | 0.1676 D |

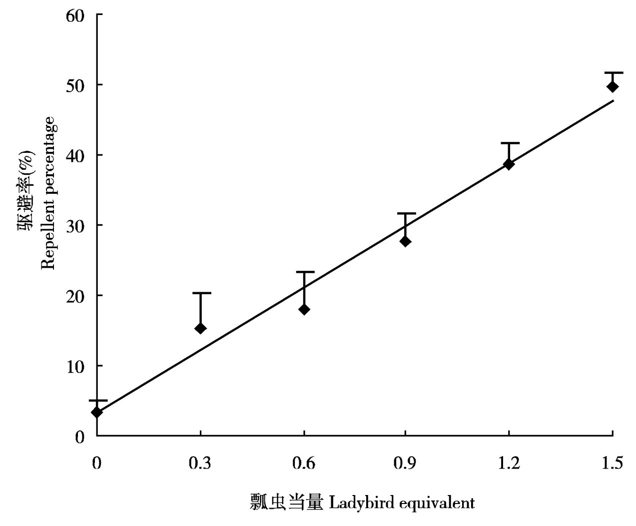



图 2 桃蚜对龟纹瓢虫粗提物的剂量反应

Fig. 2 Dosage-response profile of *Myzus persicae* to *Propylea japonica* extract

# 3 讨论

捕食者与猎物的协同进化关系一直是动物行为生态学的研究热点(Cézilly, 2008)。对哺乳动物的研究表明，在长期进化过程中猎物形成了对捕食者的先天敏感性，它们把捕食者的气味和色彩作为重要的信息，利用这些信息躲避捕食者成为其主要的生存策略之一(Apfelbach *et al.*, 2005)。蚜虫为典型的 *r*-对策昆虫，一般认为它们通过高的繁殖力来维持种群繁衍(Price, 1997)，对天敌的主动防御则可以忽略不计。但本研究表明，尽管无翅桃蚜活动能力较弱，但对捕食者龟纹瓢虫的体色和气味信息均表现出一定的敏感性，并可以作出积极的躲避选择反应，这种行为在进化上有何意义，是一个值得深入研究的问题。室内生物测定表明，20 头龟纹瓢虫全信息对桃蚜的驱避率仅 40% 左右，而 1.5 个当量的龟纹瓢虫粗提物的驱避率可达近 50%，估计与活体状态下瓢虫的驱避活性物质释放量较少有关，而用正己烷浸提可以获得高浓度的活性物质。如果在田间也能表现出类似的驱避效果，是否可以将这些气味物质或瓢虫图案置于作物田间来减少蚜虫的发生和为害，也是一个值得探讨的问题。

臭腺分泌物是瓢虫抵御蚂蚁或鸟类等天敌攻击的主要防御物质。其成分十分复杂，包括氮杂非那烯类的单体或二聚体、升托品烷类、脂肪胺和芳香胺类、吡咯烷类、哌啶烷类、氮杂大环内酯类、大环多胺类、喹啉类、3-氧-喹诺联啶类等，当受到攻击时从成虫胫关节或幼虫、蛹的腹面以反射性出血的方式释放出来，是一类典型的利己素(Pasteels, 2007)。但这些分泌物可以引起蚜虫群体的警觉，对于瓢虫的高效捕食是一种不利信息，这种保护自己反而影响捕获猎物的现象该如何解释？另一方面，桃蚜无翅个体爬行缓慢，即使能够识别来自龟纹瓢虫的气味信息，也很难避免被瓢虫捕食，为什么还要进化出对这些化学气味敏感的感受机制？显然，要明确产生这些现象的原因，需要从食物链的角度开展广泛研究，进一步探讨猎物-捕食者-高级捕食者的协同进化关系。

## 参 考 文 献 (References)

Apfelbach R, Blanchard CD, Blanchard RJ, Hayes RA, McGregor IS, 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 29 (8): 1 123 – 1 144.

Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabyashi J, 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406: 512 – 515.

Baldwin IT, Halitschke R, Paschold A, von Dahl CC, Preston CA, 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking trees" in the genomics era. *Science*, 311: 812 – 815.

Bezzerides AL, McGraw KJ, Parker RS, Husseini J, 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61 (9): 1 401 – 1 408.

Braendle C, Weisser WW, 2001. Variation in escape behavior of red and green clones of the pea aphid. J. *Insect. Behav.*, 14 (4): 497 – 509.

Cézilly F, 2008. A history of behavioral ecology. In: Danchin É ed. Behavioral Ecology: An Evolutionary Perspective on Behavior. Oxford University Press, London. 3 – 28.

Chen MS, Wu JX, Zhang GH, 2009. Inducible direct plant defense against insect herbivores. *Chin. Bull. Entomol.*, 46(2): 175 - 186. [陈明顺, 仵均祥, 张国辉, 2009. 植物诱导性直接防御. 昆虫知识, 46(2): 175 - 186]

Cook SM, Khan ZR, Pickett JA, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52: 375 - 400.

Francis FD, Lognay G, Haubruge E, 2004. Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases: (*E*)-beta-farnesene, an effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *J. Chem. Ecol.*, 30 (4): 741 - 755.

Francis FD, Martin T, Lognay G, Haubruge E, 2005. Role of (*E*)-beta-farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.*, 102(3): 431 - 436.

Fu GX, Li WZ, Wu SY, Yuan GH, Wang YH, An JJ, Chai XL, 2009. Bioassays on phototatic responses of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) to different monochromatic lights. *Acta Entomol. Sin.*, 52(10): 1 171 - 1 176. [付国需, 李为争, 吴少英, 原国辉, 王英慧, 安靖靖, 柴晓乐, 2009. 桃蚜对不同单色光趋性反应的测定. 昆虫学报, 52(10): 1 171 - 1 176]

Gao Y, Luo LZ, 2006. Research progress in tritrophic interactions among host plants, the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and its parasitoids. *Acta Entomol. Sin.*, 49(2): 333 - 341. [高艳, 罗礼智, 2006. 寄主植物-甜菜夜蛾-寄生蜂三级营养关系的研究进展. 昆虫学报, 49(2): 333 - 341]

Inbar M, Gerling D, 2008. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores, and natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.*, 53: 431 - 448.

Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2 141 - 2 144.

Kost C, Heil M, 2008. The defensive role of volatile emission and extrafloral nectar secretion for lima bean in nature. *J. Chem. Ecol.*, 34(1): 2 - 13.

Li XG, Liu HX, Huang J, 2008. Molecular mechanisms of insect pests-induced plant defense. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 19(4): 893 - 900. [李新岗, 刘惠霞, 黄建, 2008. 虫害诱导植物防御的分子机理研究进展. 应用生态学报, 19(4): 893 - 900]

Liu Y, Guo GX, Chen JL, Ni HX, 2005. Behavioral and electrophysiological responses of four predatory insect species to semiochemicals of wheat. *Acta Entomol. Sin.*, 48(2): 161 - 165. [刘勇, 郭光喜, 陈巨莲, 倪汉祥, 2005. 瓢虫和草蛉对小麦挥发物组分的行为及电生理反应. 昆虫学报, 48(2): 161 - 165]

Lu YH, Zhang YJ, Wu KM, 2008. Host plant selection mechanisms and behavioural manipulation strategies of phytophagous insects. *Acta Ecol. Sin.*, 28(10): 5 113 - 5 122. [陆宴辉, 张永军, 吴孔明, 2008. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略. 生态学报, 28(10): 5 113 - 5 122]

Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, Peiffer M, Ervin G, Murphy JB, Felton GW, 2002. Caterpillar saliva beats plant defences: a new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. *Nature*, 416: 599 - 600.

Ode PJ, 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: Effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annu. Rev. Entomol.*, 51: 163 - 185.

Pasteels JM, 2007. Chemical defence, offence and alliance in ants-aphids-ladybirds relationships. *Popul. Ecol.*, 49(1): 5 - 14.

Price PW, 1997. Life histories and reproductive strategies. In: Price PW ed. Insect Ecology. 3rd ed. John Wiley and Sons, New York. 341 - 374.

Raymond B, Darby AC, Douglas AE, 2000. The olfactory responses of coccinellids to aphids on plants. *Entomol. Exp. Appl.*, 95(1): 113 - 117.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. Evolution: Insects and plants forever in combat. In: Schoonhoven LM ed. Insect-Plant Biology. 2nd ed. Oxford University Press, London. 278 - 300.

Schwartzberg EG, Kunert G, Stephan C, David A, Rose USR, Gershenzon J, Boland W, Weisser WW, 2008. Real-time analysis of alarm pheromone emission by the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) under predation. *J. Chem. Ecol.*, 34(1): 76 - 81.

Smith RG, 1999. Wax glands, wax production and the functional significance of wax use in three aphid species (Homoptera: Aphididae). *J. Nat. Hist.*, 33(4): 513 - 530.

Stadler B, Dixon AFG, 2005. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36(1): 345 - 372.

Wei JR, Yang ZQ, Du JW, 2007. Semiochemicals used by natural enemies as host seeking signal. *Acta Ecol. Sin.*, 27(6): 2 563 - 2 573. [魏建荣, 杨忠岐, 杜家纬, 2007. 天敌昆虫利用信息化学物质寻找寄主或猎物的研究进展. 生态学报, 27(6): 2 563 - 2 573]

Xu D, Zhang YJ, Chen Y, Guo YY, 2009. Mechanisms of indirect defenses in plants induced by herbivores. *Plant Protection*, 35(1): 13 - 21. [许冬, 张永军, 陈洋, 郭予元, 2009. 虫害诱导植物间接防御机制. 植物保护, 35(1): 13 - 21]

Zheng SJ, Dicke M, 2008. Ecological genomics of plant-insect interactions: from gene to community. *Plant Physiol.*, 146(3): 812 - 817.

(责任编辑: 袁德成)